

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a matematika se zaměřením na vzdělávání



Valérie Hoffmannová

Anatomické změny na kostrách v evoluci rodu Homo

Anatomical Changes on the Skeleton in the Evolution of Genus Homo

Bakalářská práce

Školitelka: Mgr. Radka Marta Dvořáková

Praha, 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 11.05.2016

.....

Valérie Hoffmannová

Na tomto místě bych chtěla poděkovat své školitelce Mgr. Radce M. Dvořákové za podnětné připomínky, cenné rady a trpělivost, které mi poskytla při psaní této bakalářské práce. Dále děkuji své rodině, bez jejíž podpory by tato práce nevznikla.

Abstrakt

Cílem bakalářské práce je popsání anatomických znaků na kostrách druhů *Homo habilis*, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens* a *Homo naledi*. U každého druhu jsou popsány ty znaky, které jej charakterizují. Důraz je kladen především na shrnutí anatomie lebky a pánve, jsou však také uvedeny i další znaky, typické pro dané druhy. Součástí práce je nastínění pohyblivosti a funkčnosti kostry. Informace u jednotlivých druhů jsou doplněny i popisem vnějších znaků, které jsou dány anatomíí kostry.

Klíčová slova: **anatomie, morfologie, kostra, lebka, pánev, *Homo habilis*, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens*, *Homo naledi***

Abstract

The aim of this thesis is to describe the anatomical features on the skeletons of species *Homo habilis*, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensi*, *Homo sapiens* and *Homo naledi*. For each type are described those features which characterize it. Emphasis is placed on changes in the anatomy of the skull and pelvis, but they are also mentioned other features typical for the species. Part of this work is to outline the mobility and function of the skeleton. Information about individual species are supplemented by a description of external signs which are due to the anatomy of the skeleton.

Keywords: **Anatomy, Morphology, skeleton, skull, pelvis, *Homo habilis*, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens*, *Homo naledi***

Obsah

1	Úvod	1
2	Hledání minulosti	2
3	Rod Homo	2
4	<i>Homo habilis</i> – člověk zručný	4
4.1.1	Naleziště a nálezy	4
4.1.2	Anatomické znaky a vnější vzhled	6
5	<i>Homo erectus</i> – člověk vzpřímený	9
5.1.1	Naleziště a nálezy	10
5.1.2	Anatomické znaky a vnější vzhled	11
6	<i>Homo neanderthalensis</i> – člověk neandertálský	13
6.1.1	Naleziště a nálezy	13
6.1.2	Anatomické znaky a vnější vzhled	14
7	<i>Homo sapiens</i> – člověk rozumný – anatomicky moderní lidé	17
7.1.1	Naleziště a nálezy	17
7.1.2	Anatomické znaky a vnější vzhled	18
8	<i>Homo naledi</i> – člověk hvězdný	20
8.1.1	Naleziště a nálezy	20
8.1.2	Anatomické znaky	21
9	Anatomické evoluční trendy	24
10	Závěr	25
11	Seznam citované literatury	26

1 Úvod

Evoluce člověka, velmi zajímavé a tajemné téma, se kterým se setkal snad každý z nás. Někdo okrajově ve školní lavici při hodinách přírodopisu, biologie nebo dějepisu, někdo více z vlastního zájmu a někdo se mu začal věnovat profesně na vědecké úrovni.

Těmi, kdo jako první přednesli svůj názor o tom, že člověk a lidoopi mají společného předka, byli Charles Darwin a Thomas Henry Huxley. Tato teorie zprvu nebyla vědci přijímána, jelikož velkou roli hrálo i náboženské smýšlení tehdejší společnosti. S přijetím evoluční teorie začalo i pátrání po předchůdcích člověka. Můžeme říci, že na přelomu 19. a 20. století se výrazně zvýšil zájem o poznání dávné minulosti lidského druhu, a proto se naplno rozjela archeologická bádání v Africe, Asii i na starém kontinentu pod vedením významných vědců a badatelů jako byli Davidson Black, Eugène Dubois nebo manželé Leakeyovi.

Zkoumat evoluci ať už člověka, nebo jiného druhu, si, dle mého názoru, žádá vybrat určitý pohled na danou problematiku. Některé vědní disciplíny se zaměřují na evoluci člověka z pohledu sociálního či kulturního, jiné se zabývají výskytem daných druhů a jejich migrací. Ve své bakalářské práci bych se chtěla zaměřit na stránku anatomickou. Tento směr jsem si vybrala pro svůj laický zájem o lidskou anatomii a také proto, že jako studentka učitelského zaměření bych mohla získané poznatky využít pro svou praxi nebo přiblížení tohoto tématu širší veřejnosti. Také mi přijde fascinující fakt, že období vývoje člověka, které trvá několik milionů let a z našeho pohledu se tedy jedná o nepředstavitelně dlouhou dobu, je pouze zlomkem celého vývoje života na Zemi. Ačkoliv je tedy období existence lidského druhu celkově velice krátké, jsme s našimi poznatky na úplném počátku poznání.

Cílem bakalářské práce je vytvořit stručný přehledný souhrn poznatků o anatomických znacích vybraných druhů rodu *Homo* (podle tradiční školní výuky, doplněné o nedávno nalezený druh), které byly popsány na základě kosterních nálezů. Součástí tohoto souhrnu je také celkové popsání vnějšího vzhledu jedinců a jeho porovnání mezi vybranými druhy.

2 Hledání minulosti

Na odhalování naší minulosti se podílí mnoho odborníků z různých vědních oblastí. Kromě antropologů, archeologů nebo paleoantropologů se této velmi náročné práci účastní také například sedimentologové, kteří zkoumají složení půdy nebo hornin v místě naleziště, geofyzikové, kteří pomáhají metodami dálkového průzkumu Země vytipovat vhodné oblasti pro další zkoumání, nebo palynologové, jež zkoumají nalezená pylová zrna a spory, podle kterých se snaží zjistit, jak mohla vypadat flora na planetě v dávných dobách. Mnohdy také může pro určení některých např. kosterních úlomků pomoci i místo, nebo spíše pozice, jejich nalezení. To může ulehčit identifikaci fragmentů, protože je známo, ve které partii těla se nacházely. Jedná se o komplexní práci nemalého počtu lidí z různých oborů, během které každý z výzkumníků nahlíží na věc z jiného úhlu pohledu. V dnešní době nám také při dalším zkoumání v laboratoři pomáhají i mnohé lékařské skenovací metody. Díky nim můžou být vytvářeny trojrozměrné počítačové modely, které jsou využívány např. při zkoumání lebek. Dohromady tedy skládají mozaiku toho, jaké druhy živočichů a rostlin na Zemi v průběhu let žily, jak se vyvíjely a měnily, i jaké byly např. klimatické podmínky. Každopádně se jedná o náročnou práci, která vyžaduje pečlivost a velkou dávku trpělivosti (Roberts 2012, str. 22-29).

Tato práce nahlíží na evoluci člověka (respektive lidského rodu) z pohledu antropologie, osteoarcheologie a paleoantropologie. Zmíněné vědní obory se zabývají především kosterními pozůstatky a jejich anatomií

3 Rod Homo

Dříve před tím, než se začala formovat evoluční linie směřující k dnešnímu člověku, se na Zemi již vyskytovaly druhy jiné, které byly ještě podobné spíše pravěkým lidoopům než lidem. Takovým druhem byli například časní australopitékové (zřejmě rod *Australopithecus afarensis*). Na základě fosilních nálezů australopitéků a dalších fragmentů, které jsou již přiřazeny rodu Homo, vědci předpokládají, že linie homoidní (Homo, lidská) se odštěpila od již dříve existující druhové linie australopitéků. Odhad je, že k této diferenciaci došlo v období před 4-3 milióny let a oba vývojové směry spolu žily na Zemi paralelně. To, co vedlo k diferenciaci nové vývojové linie, byla zřejmě změny klimatu a střídání suchých

období s mohutným zavodněním říčních koryt a sezónními záplavami (Bobe a Behrensmeyer 2004; Ungar et al. 2006).

Nově vytvořený směr, kterým se evoluce ubíhala, se vyznačoval vzhledem k australopitékům odlišnou anatomickou stavbou, která naznačuje, že jeho jedinci byli s největší pravděpodobností již všežravci (omnivoři), jelikož lebka býložravých australopitéků se vyznačuje více vyvinutými čelistmi s mohutnými zuby a menší mozkovnou. Oproti tomu na nejstarších nálezech jedinců rodu Homo je na lebkách patrné zmenšování zubů. Zároveň docházelo k jejich eliminaci, jelikož jich již díky masité stravě nebylo potřeba, to platí zejména pro stoličky (moláry), jejichž primární funkcí je rozměňování rostlinné stravy (Ungar et al. 2006). Čelistní oblouk se navíc formuje do parabolického tvaru (u australopitéků ještě tvar písmene „U“). Další výraznější změnou na lebce dávných příslušníků lidského rodu je zvětšování mozkovny a tedy i mozku. Tento trend jistě souvisel s přechodem od rostlinné stravy na stravu s vyšším obsahem bílkovin, která tuto tendenci podporovala a umocňovala. Na lebce můžeme dále pozorovat také menší tloušťku klenby lebeční. Postkraniální anatomie se vyznačuje prodloužením dolních končetin, zvětšením kloubních hlavic a zkrácením krčků na stehenní kosti (femuru). Změna potravní specializace měla jistě také za následek změnu v sociálním postavení jedinců v dané populaci (Šmahel 2005, str. 31).

4 *Homo habilis* – člověk zručný

Homo habilis, člověk zručný, stojí pomyslně na pomezí mezi staršími lidoopy a „moderními lidmi“. Je považován za nejstarší, počáteční druh vývoje rodu *Homo*. Avšak do dnešní doby se vedou nad tímto zařazením spekulace. Od objevení kosterních nálezů v 60. letech minulého století se názory odborníků různí ohledně přiřazení člověka rozumného do vývojové linie vedoucí k dnešním lidem nebo do dalšího druhu spadajícího mezi australopitéky. Podle nálezů se doba, ve které se člověk zručný pohyboval po této planetě, odhaduje na 2,4 – 1,6 mil. let (Roberts 2012, str. 100; Spoor et al. 2015), ale některé zdroje uvádějí i mírně odlišná časová rozmezí, která mohla být stanovena podle odlišných fosilních záznamů. Přibližné časové údaje jsou získávány např. na základě analýz sopečného popela z bezprostřední blízkosti nalezených fosilií. Takto, jako tomu bylo i u stanovení stáří *Homo habilis*.

4.1.1 Naleziště a nálezy

Místem, na kterém byly a jsou nalézány úlomky nebo i celé kosti našich dávných předků druhu *Homo habilis*, je převážně oblast V a JV Afriky, konkrétněji Olduvaická rokle (angl. Olduvai Gorge) v severní Tanzanii, oblast delty řeky Omo a jezera Turkana v Etiopii, Hadar v Etiopii, Koobi Fora v Keni nebo Sterkfonteinské jeskyně v Jižní Africe.

První objevy fosilií člověka zručného pocházejí z roku 1959. Na prozkoumávání vytipovaných oblastí ve V Africe a Olduvaické rokli se podíleli zejména manželé Louis a Mary Leakeyovi¹. Spolu s kostrami homininů a dřívějších australopitéků byly nalezeny i primitivní kamenné nástroje, které byly používány těmito homininy. Nástroje byly používány ke zpracování a porcování zvířat, na jejichž kostech byly nalezeny známky po řezech (Domínguez-Rodrigo et al. 2005). Kamennou industrii více studovala Mary Leakeyová, která ji dala název oldowanská kultura (Roberts 2012, str. 102; Šmahel 2005, str. 29-31; Fetter et al. 1967). Kromě toho byly v olduvaické oblasti nalezeny i zbytky něčeho, co mohlo sloužit jako základy přístřešků (Šmahel 2005, str. 29). Z toho lze usuzovat, že mozek člověka zručného mohl být již schopný plánování postupu práce i abstraktního myšlení. Nálezy z roku 1960, na jejichž základě (spolu s dříve nalezenými fragmenty) byl

¹ Pozn. Klíčové fosilie byly nalezeny synem manželů Leakeyových, Jonathanem, který se však nikdy archeologii profesně nevěnoval. Jeho nález hominina OH 7 po něm získal přezdívku Jonnyho dítě (Wood 2014).

v roce 1964 L. S. B. Leakeyem, P. V. Tobiasem a J. R. Napierem popsán nový druh *Homo habilis*, byly části lebky, označené OH 7, a nohy (OH 8). Stáří nálezů se odhaduje na 1,8 – 1,75 miliónů let (Klementa 1981, str. 367; Fetter et al. 1967, str. 302). Roku 1968 byly objeveny kosti lebky (OH 24), které představují dosud nejlépe zachované fosilie tohoto druhu. Jejich stáří bylo určeno na 1,9 miliónů let. *Australopithecus africanus* je podle průměrného datování (5-2 milióny let) považován za starší formu předchůdce člověka než byl *Homo habilis*.

V roce 1995 byly z nejhlubší vrstvy na západě Olduvaické rokliny (oblast Naisiusiu) vykopány ostatky horní čelisti s kompletní a zachovalou zubní sadou. Tyto exempláře byly označeny OH 65 a stáří bylo stanoveno na 1,8 miliónů let. Zajímavostí je, že při výkopech byla čelist poničena a roztržena na několik kousků, které musely být dodatečně rekonstruovány (Clarke 2012).

Dalšími zajímavými objevy byly stehenní kost (KNM-ER 1481 A), části holenní a lýtkové kosti (KNM-ER 1481 B,C,D), a z velké části zachovaná lebka (KNM-ER 1470) s kapacitou mozkovny odhadovanou na 770-775 cm³. Stáří těchto nálezů z roku 1972 (celkově označených jako *Homo 1470*) v oblasti u jezera Turkana (Keňa) bylo R. Leakeyem stanoveno na přibližně 1,8-2 milióny let (Klementa 1981, str. 368). Znaky těchto nálezů se však odlišují od nálezů *Homo habilis*. Proto byly později tyto fosilie přiřazeny novému druhu *Homo rudolfensis*² (Wood 2014), ale zatím ještě probíhají podrobnější zkoumání, které se snaží zjistit přesnější souvislosti s ostatními nálezy.

Z objevů učiněných mezi lety 1950 – 1970 víme, že *Homo habilis* žil ve stejném období s druhem *Australopithecus bosei*. V roce 1986 byly v Olduvaické roklině (Bed I a Bed II) v oblasti poblíž naleziště dávných australopitéků a zinjantropů nalezeny části horní a dolní čelistí, vrchní části lebky (calvaria), části vřetenní, pažní, loketní a holenní kosti. Všechny fragmenty se našly v dané oblasti jen v jednom provedení, z toho bylo usouzeno, že patřily pouze jednomu jedinci, který byl označen OH 62. Celkově bylo nalezeno na 18000 úlomků (Johanson et al. 1987).

Ani druh *Homo habilis* není jednoznačně definovaný. Kromě úlomku lebky, podle kterého byl „vytvořen“ nový druh, byly nalezeny i další fosilie. Některé z nich měly obličejovou část podobnou australopitékovi, ale mozkovna se podobala mozkovně moderního člověka. Jiné zase měly celkovou anatomii lebky moderní, ale doplněnou například o sagitální

² Pozn. Dříve se jezero Turkana nazývalo Rulfovo. Odtud plyne název pro daný druh.

kýl, jako nalézáme na lebkách robustních australopitéků. Právě díky nalezení mnoha exemplářů jak se shodnými znaky tak i se znaky, kterými se od sebe výrazně odlišují, je těžké najít „univerzální“ anatomický model. Navíc se mezi vědci neustále debatuje o tom, zda bylo vytvoření nového druhu *Homo habilis* nutné a správné (Wood 2014). Společné znaky u parantropů a *Homo habilis* navádějí také na myšlenku, zda tyto druhy nemohly mít jednoho společného předka (Stringer 1992). Tobias a von Koenigswal však provedli porovnání jednotlivých nálezů člověka zručného a nálezů z Jávy, z čehož stále prosazují tento druh za oprávněně samostatný (Tobias a von Koenigswald 1965).

4.1.1.1 Olduvaiská rokle

Olduvaiská rokle je charakteristická délkou několika desítek kilometrů a hloubkou místy až kolem 100 m. Na jejích stěnách je patrné rozlišení do 5 vrstev nazvaných Bed I-V, které se liší různým stářím. Stáří nejspodnější vrstvy Bed I je odhadováno na 2,1 – 1,65 mil. let. Bed II se odhaduje na 1,65 – 0,9 mil. let, Bed III a Bed IV na 1 – cca 0,4 mil. let. Stáří nejvýše položené a nejmladší Bed V je 0,4 mil. let (Klementa 1981, str. 368). V dávných dobách byla rokle zaplavena vodou a tvořila jezero. V její blízkosti také zřejmě rostla hojná vegetace, která byla obživou pro mnohé živočichy. Ti pak byli loveni příslušníky rodu *Homo habilis*, ale i dalšími.

4.1.2 Anatomické znaky a vnější vzhled

Člověk zručný nese na svých kostrách ještě celkem mnoho původních znaků, které můžeme vidět u dávných australopitéků. Avšak důvodem, proč byl tento druh prohlášen za samostatný, je ten, že na svých kostrách nese zároveň i výraznější znaky odvozené, které jsou pro něj charakteristické (Leakey 1959, ANON. 1959). Nálezy ruky a nohy však nesou jako první primitivní moderní, lidské znaky.

Mezi částí lebky nazvané OH 62 patří dolní a horní čelist s patrem, obličejová část, horní část lebky (calvaria) a ostatky zubů. Horní patro je směrem dozadu hlubší a anatomicky se velmi podobá kosternímu nálezu ze Sterkfontein. Dobře se zachoval i jařmový oblouk. Z neúplných kousků levé a pravé části temenní kosti u zástupce OH 7 byl sestaven celkový model temenní části lebky. Mozkovna byla klenutá a rozměrově větší (průměrná kapacita mohla činit asi 750-800 cm³, v porovnání s mozkovnou *Australopithecus africanus*, avšak její celková stavba byla gracilní. U jedinců *Homo habilis* nebyly nadočnicové oblouky tak

nápadné jako u australopitéků. Výraznější je můžeme nalézt pouze u jednotlivců (např. lebka KNM-ER 1813).

Je možné si všimnout, že horní čelist je mírně předsunutá (prognátní) a nosohltanová dutina je tedy plošší a kratší. Dolní čelist je celkově menší než u australopitéků a je charakteristická gracilním ramenem vykazujícím výraznější primitivní podobu. Zubní oblouk je poměrně protáhlý a svým tvarem písmene „U“ připomíná čelist australopitéka. Podobný charakter vykazují i zuby, které jsou delší, ale drobnější, což souvisí se změnou poměru rostlinné a živočišné stravy (Sporer et al. 2015; Roberts 2012; Ungar et al. 2006). Nálezy čelisti se zachovanými zuby OH 65 z Olduvaiské rokle jsou charakteristické tenkou stěnou kosti. Špičáky mají pozoruhodně dlouhé kořeny, které sahají téměř až na úroveň nosu.

Postkranální anatomie byla zkoumána metodou porovnání nalezených fragmentů s kostrou druhu *Australopithecus afarensis* – A. L. 288-1 Lucy, protože obě kostry si byly částečně podobné co vzhledu, tak velikosti. Z toho bylo zjištěno, že proximální část kosti pažní se podobá více té u australopitéků, ale distální část je více gracilní. Celková délka paže byla delší než u australopitéků a její mohutnost/pevnost/ odpovídá dnešním šimpanzům (Ruff 2009). Vřetenní kost vykazuje mírné vyboulení a slabý mezikostní hřeben. Na proximálním konci je přítomný mohutný hrbol, který je v porovnání se stejnou částí u Lucy, větší, více zaoblenější a jeho anatomie je celkově více robustní. Proximální část kosti loketní se po anatomické stránce zase více podobá loketní kosti u dřívějších lidoopů. Ruka člověka zručného, jejíž střední články prstů byly robustní a zakřivené (Susman a Stern 1982), byla již schopna jemnější manipulace s předměty a umožňovala výrobu a využití nástrojů. Projevuje se zde souvislost mezi velikostí mozku a vývojem jemné motoriky v ruce, jelikož australopitékové s menším mozkem než člověk zručný ještě neměli dostatečně vyvinutou ruku k výrobě nástrojů, ale pouze k používání předmětů.

Anatomie zadní části krčku kosti stehenní je ovlivněna přítomností výrazného místa, ke kterému se upínaly svaly (obturator externus). Kost je více mohutná a podobně velká jako u moderních lidí, ale podobně jako u kosti pažní je její síla srovnatelná se silou stehenní kosti šimpanze (Ruff 2009; Haeusler a McHenry 2004). Noha již disponovala mírně pohyblivým palcem, který ještě nemusel být zcela přimknutý k ostatním palcům, a dvojitou nižší klenbou. Z toho lze také usuzovat, že postava *Homo habilis* byla již vzpřímená. Nález chodidla OH 8 je až na články prstů a část kosti patní zachován kompletní.

Na základě zkoumání nalezených ostatků dospělého jedince víme, že *Homo habilis* byl menší postavy s relativně dlouhými a mohutnými končetinami. Podobnou stavbu těla můžeme pozorovat u zástupců australopitéků. Výška jedince je odhadována přibližně na 1,2-1,35 m a hmotnost na 30-42 kg (Roberts 2012, str. 100; Klementa 1981, str. 367), některé zdroje uvádějí až 50 kg. Jedinci ženského pohlaví se však odlišovali menším vzrůstem. Obličej byl celkem široký a výrazně prominující, ale bradový výběžek nebyl vytvořen. Člověk zručný využíval ke svému pohybu bipední způsob chůze, který se však ještě lišil od chůze moderního člověka. Oproti němu však vykazoval jisté primitivnější znaky na ruce, ale známky o pohybu po stromech nejsou výrazné (Johanson et al. 1987), i když články prstů vykazují mírné zakřivení.

5 *Homo erectus* – člověk vzpřímený

Ve starších dokumentech (např. Fetter et al. 1967) byl člověk vzpřímený považován za prvního „skutečného“ člověka. Ty sice určují druh *Homo habilis* za předchůdce člověka vzpřímeného, ale právě druh *Homo erectus* považují za druh vykazující anatomické znaky, které se více blíží znakům moderního člověka. V dřívějších publikacích a učebních textech (např. Fetter et al. 1967) se ještě uvádí u člověka vzpřímeného původní název *Anthropopithecus erectus*, později *Pithecanthropus erectus* neboli opočlověk. Většina nalezených fragmentů pochází z oblasti Asie. První nálezy byly objeveny na ostrovech mezi Tichým a Indickým oceánem – Jáva, Indonésie. Další ostatky byly však nalezeny i v Evropě a Africe.

V úvodu této kapitoly by bylo jistě dobré upozornit na to, že druh *Homo erectus* není jednoznačně definovaný a určený. Existuje mnoho nálezů, které se více či méně vzájemně podobají, ale dříve byly často prohlašovány za nový samostatný druh nebo byly naopak přiřazeny k druhu již existujícímu jako jeho další varianta. Do dnešní doby není systém ustálený, dochází často buď ke sloučení několika skupin do jedné, která je pak zařazena pod druh *erectus*, nebo naopak k jejich rozpadání (Antón 2003). Takovou situaci je možné demonstrovat na druhu *Homo heidelbergensis*, který byl dříve řazen k druhu *Homo erectus*, avšak dnes je spíše považován buď za samostatný druh (Klementa 1981, str. 373), nebo za blízkého předka a poddruh druhu *Homo sapiens* nebo *Homo neanderthalensis* (Wagner et al. 2011). Dá se však říci, že za „skutečného“ člověka vzpřímeného jsou považovány ostatky nalezené v Asii (Roberts 2012, str. 124). Vzhledem k odlišným názorům na jednotlivé nálezy je i doba výskytu druhu *Homo erectus* je odhadována různě. Jeden ze zdrojů (Roberts 2012, str. 124) uvádí dobu 1,8 miliónů – 30 tisíc let od současnosti zpět.

Známým evropským nalezištěm je oblast u města Dmanisi v Gruzii. Objevené ostatky jsou důkazem o přítomnosti raných homininů mimo Afriku. Ti se svou kosterní anatomií podobají druhu *Homo erectus*. Ale přeci jen vykazují některé odlišné znaky, které vědce nechávají stále ještě bádát a diskutovat nad tím, zda se skutečně jedná o druh *Homo erectus*. V Dmanisi bylo nalezeno několik mozgov, celé lebky a později i další části koster, jejichž stáří bylo stanoveno na přibližně 1,77 miliónů let (Lordkipanidze et al. 2007).

5.1.1 Naleziště a nálezy

Po přijetí Darwinovy teorie o vývoji živočichů, byly vytvořeny možné evoluční linie, a to i pro člověka. Z počátku nebyla tato posloupnost vývoje lidského druhu samozřejmě nijak obsáhlá. V podstatě zahrnovala primáty z období třetihor, dnešního člověka a jejich mezičlánky (myšlenky Ernst Haeckela), který nese kombinaci znaků původních i odvozených. Hledáním onoho mezičlánku se začal zabývat Eugen Dubois (který později zavedl pro daný druh název *Pithecanthropus erectus*). Jeho cesty vedly do míst, kde se v dnešní době vyskytují různé druhy lidoopů, tedy do tropických oblastí. Při svém pátrání v letech 1891 a 1892 se mu opravdu podařilo na ostrově Jáva v oblasti kolem řeky Solo nalézt jednu stoličku, vrchní část mozkovny (kalotu) a jednu stehenní kost, která na sobě nesla patologické charakteristiky, ale i tak se svou anatomií podobala stehenní kosti moderních lidí a její anatomie dokládá, že jedinci daného druhu již byli bipední a drželi vzpřímené postavení (Fetter et al. 1967, str. 304-305 ; Klementa 1981, str. 371-372). V hledání dalších důkazů a fosilií člověka vzpřímeného pokračovali Davidson Black (Čína), Ralph von Koenigswald (Jáva) a Franz Weidenreich (Čína).

Dalšími oblastmi, ve kterých byly objeveny nálezy přiřazované člověku vzpřímenému, jsou osada Modjokerto a Sangiran (Jáva). Tam byla ve třicátých letech minulého století nalezena lebka dítěte, jejíž stáří bylo stanoveno na 1,8 miliónů let. Fosilie lebky Sangiran 17 objevené roku 1969 je nejúplnější ze všech dosud nalezených lebek. Na základě těchto nálezů bylo možné sestavit podobu obličeje. To, že obličejové části nebyly nalézány, by mohlo svědčit o kanibalismu, kdy se části obličeje odlamovaly pro přístup k mozku (Šmahel 2005, str. 36-37).

Významnými nalezišti, mladšími oproti jávským, jsou též oblasti u měst Lan-tia, kde byla nalezena čelist s chybějící třetí stoličkou, a Chou-kou-tien („Ču-ku-tien“) v Číně (nedaleko Pekingu). Ve druhé zmíněné lokalitě byl mezi lety 1927-1937 nalezen nejrozsáhlejší soubor pozůstatků člověka pekingského (*Homo erectus pekinensis*, dříve *Sinanthropus pekinensis*). V místě naleziště také byly nalezeny zbytky ohniště a vrstvy popelu, což nasvědčuje tomu, že čínská forma člověka vzpřímeného již znala a uměla zacházet s ohněm. Stejně jako u člověka zručného je známo, že člověk vzpřímený byl všežravec a u pekingského člověka byl prokázán kanibalismus. Sběrka ostatků obsahovala pozůstatky obou pohlaví dospělých jedinců i dětí. Avšak během druhé světové války se celá

kolekce ztratila, zřejmě při transportu, a další výzkumy byly prováděny pouze z jednotlivých odlitků a dříve provedených zkoumání (Fetter et al. 1967, str. 308-309).

Nálezy *Homo erectus*, nebo o kterých se předpokládá, že by se mohly také řadit do tohoto druhu, byly a jsou objevovány i na dalších lokalitách, které nejsou ještě dostatečně prozkoumány. Někteří odborníci zatím pokládají za „skutečné“ *Homo erectus* jedince, jejichž ostatky byly nalezeny v Asii. Ale nedávné výzkumy z Dmanisi naznačují, že se skutečně mohlo jednat o jednu vývojovou linii, která se rozšířila napříč kontinenty (Lordkipanidze et al. 2013).

5.1.2 Anatomické znaky a vnější vzhled

Z nalezených kostí se usuzuje, že výška člověka vzpřímeného mohla být u samců asi 170-180 cm (např. u člověka pekingského 155–160 cm), což odpovídá výšce dnešních lidí (Šmahel 2005, str. 37). Zkoumání lebek přineslo informace o velikosti mozku, jehož průměrná kapacita činila zhruba 1055 cm³ (775-1250 cm³) (Klementa 1981, str. 372; Šmahel 2005, str. 40-42). Z toho můžeme usuzovat, že člověk vzpřímený byl již schopen pokročilejších myšlenkových operací a běžně vyráběl a používal různé pomůcky. Dokladem jsou nalezené kamenné nástroje, které však byly zatím nalezeny pouze mimo jávská naleziště³. Výzkumy také poukazují na to, že člověk pekingský byl zřejmě evolučně pokročilejší než forma člověka vzpřímeného, jehož ostatky byly nalezeny na Jávě (Fetter et al. 1967, str. 302-307).

U *Homo erectus* byl dobře vyvinutý pohlavní dimorfismus, který se projevoval mohutnějšími kostmi a lebkami u mužů, u kterých je také výraznější nadočnicová oblast. Na kostrách samců jsou také velmi dobře patrná místa pro úpony svalů (Fetter et al. 1967). Postkraniální anatomie na sobě nese kombinaci původních a odvozených znaků. Vzhled člověka vzpřímeného se vyznačoval malým tělem, trupem s nevelkou pohyblivostí paží. Proporce těla (jednotlivců i mezi oběma pohlavími) a dolní končetiny, které byly uzpůsobeny k pohybu na delší vzdálenosti, jsou již znaky odvozenými a podobají se znakům moderních lidí (Lordkipanidze et al. 2007). Stehenní kost byla v horní části v předozadním směru zploštělá (platymerie femuru) (Šmahel 2005, str. 37).

³ Pozn. Je zajímavé, že mezi nalezenými nástroji nebyly nalezeny žádné pěštní klíny. Z toho vědci usuzují, že *Homo erectus* odešel z Afriky ještě před „vynalezením“ tohoto typu nástroje (Roberts 2012, str. 125).

Mozkovna člověka vzpřímeného je oproti mozkovně australopitéka plochá, ale klenutá a protáhlá, s poměrně velkou kapacitou, která byla jen o málo menší než u druhu *Homo sapiens*. Na temeni je výrazný sagitální hřeben. Mezi autapomorfnní znaky (znaky charakteristické pro daný druh) člověka vzpřímeného je také řazen angulární val. Podélný oblouk lebky se vyznačuje menším podílem kosti čelní oproti týlní. Obličejová část lebky je charakteristická mohutnými nadočnicovými oblouky, které byly téměř propojené do jednoho nápadného valu, nad kterým byl patrný výrazný žlábek (více u nálezů z Číny – souvislost s širším, nízkým a více klenutým čelem) a který se nad kořenem nosu neprohluboval. Otvor pro míchu se nalézal ještě více v zadní části lebky a boční stěny ještě měly sbíhavý charakter.

Dalším charakteristickým anatomickým prvkem jsou mohutné, dopředu otočené lícni kosti, silné čelisti s úzkými, ale velkými zuby bez výrazných mezer (diastem), které jsou zasazeny do parabolického zubního oblouku a jsou v jedné rovině bez vynikání špičáků. Třetí stolička je svým rozměrem oproti dvěma předcházejícím menší⁴. Dolní čelist nemá bradový výběžek a není tolik nápadná. Místa pro uchycení svalů jazyka spolu s celkovou anatomií čelistí naznačují, že *Homo erectus* mohl být již schopen jemné artikulace. Řezáky jsou u čínských nálezů více ploché, lopatkovité⁵. Úhel mezi ramenem a tělem čelisti je téměř 90 °, což je typické pro čelisti lidoopů. U moderního člověka bývá tento úhel často větší (Fetter et al. 1967, str. 307).

Homo erectus byl vysoké štíhlé postavy s dlouhými končetinami. Vzpřímené postavení souviselo s přechodem do pozice aktivních lovců. Vztyčení postavy zvýšilo plochu těla, která při běhu byla ochlazována. Pot byl rychleji odváděn, což chránilo jedince proti přehřátí. S úpravou efektivnosti termoregulace souvisí i ztráta osrstění. Z toho můžeme usuzovat, že pokožka mohla být tmavě pigmentována, aby chránila proti nadměrnému ukládání vitamínu D do těla a nebezpečnému UV záření (Šmahel 2005, str. 37; Stanford et al. 2013, str. 149-152).

Horní část těla a hrudník byly podobné modernímu člověku, ale pánev byla ještě poměrně úzká se „zesílenými pilíři nad kyčelními klouby“ (Šmahel 2005, str. 36-45). Obličejová část i nos byly celkově plošší.

⁴ Trend zmenšování (od M1 po M3) a redukce stoliček je patrný napříč celou evolucí člověka. Ve vývoji lidské linie také pozorujeme splývání kořenů stoliček.

⁵ Pozn. Tento charakteristický tvar řezáků je možné pozorovat u asijských populací i v dnešní době.

6 *Homo neanderthalensis* – člověk neandertálský

Vůbec nejstarší nálezy koster homininů patří právě druhu *Homo neanderthalensis* (White et al. 2014), u kterého se předpokládá, že se vyvinul z druhu *Homo heidelbergensis* v Evropě (Šmahel 2005, str. 53). K dnešnímu dni bylo nalezeno několik tisíc exemplářů, které byly roztroušeny po celém území Evropy. Ve velkém počtu fosilií můžeme nalézt ostatky obou pohlaví i věku, od novorozěnat (i předčasně narozených) až po starce. Předpokládaná doba výskytu *Homo neanderthalensis* na Zemi je odhadována na 350-28 tisíc let (Roberts 2012, str. 152), podle jiných zdrojů na 200-30 tisíc let (Schwartz a Tattersall 1996; Stringer 1993). Z geologického hlediska se již jedná o dobu celkem nedávnou.

6.1.1 Naleziště a nálezy

V roce 1829, 1848 a 1856⁶ byly nalezeny fosilie dítěte (Engis, Belgie), lebka (Forbesův důl, Gibraltar) a jedna neúplná kostra (jeskyně Feldhofer, Neanderovo údolí, Německo). Až poslední z uvedených nálezů rozvířil nadšení a zájem, když bylo prokázáno, že se jedná o kostru podobnou člověku, ale mnohem starší, než by si kdokoli myslel (Roberts 2012, str. 152; Šmahel 2005, str. 55).

Předpokládá se, že neandertálci se postupně vyvíjeli z anteneandertálců (mezi které bývá řazen *Homo heidelbergensis*). Mezi ostatky neandertálců byly nalezeny i fosilie, které se však z anatomického hlediska ještě více podobají právě *Homo heidelbergensis*. Lebky jsou v parietálních oblastech rozšířené, kapacita mozkovny je menší a klenba má poměrně malou tloušťku. Nálezy s těmito vlastnostmi jsou řazeny k tzv. protoneandertálcům (časným neandertálcům), kteří stojí na pomezí *Homo erectus* a *Homo neanderthalensis*. Známými nalezišti neandertálců jsou Fontéchevade, La Ferrass, La Chapelle-aux-Saints (Francie), Saccopastore a Lamalunga (Itálie), Gánovce (Slovensko) nebo Tabun a Kebara (Izrael) a mnoho dalších. Jednou z nejvýznamnějších lokalit je asi oblast kolem chorvatského města Krapina. Tam se našlo velké množství ostatků, odhadem asi 80 jedinců menšího věku (cca 155 cm) s robustní stavbou těla a prokázaným kanibalismem (Roberts 2012, str. 152; Šmahel 2005, str. 53).

⁶ Pozn. Za pozornost stojí, že oba fosilie byly nalezeny ještě před vydáním Darwinovy publikace *O Původu druhů*, která byla vydána až roku 1859.

Na mnoha nalezených ostatcích jsou patrné znaky artritidy nebo jisté patologické jevy a důkazy o prodělaných zraněních či zlomeninách. Na kostrách je také možno si všimnout některých charakteristik, které vypovídají o tom, že daný jedinec musel být odkázán na pomoc druhých. To by svědčilo o tom, že mezi neandertálci mohly být silnější sociální pouta, která se mohla projevovat právě péčí o druhé a také kulturou pohřbívání (Zorich 2014; Gómez-Olivencia et al. 2013) nebo rituály.

Díky vyvinutému mozku a dobře vyvinuté manipulaci rukou byli neandertálci schopní strategického myšlení, které využívali při lovech, nebo výroby různých nástrojů. Jejich kamennou industrii nazýváme moustérien. Ta spočívala ve výrobě požadovaných nástrojů z předem připravených kamenných jader. Pěstní klíny v té době byly více nahrazovány jinými nástroji, které již nesloužily pouze k jednorázovému použití (Roberts 2012, str. 154).

Homo neanderthalensis se ve své době mohli setkat s druhem *Homo sapiens*. Nikdo si však zatím není jistý, jestli mezi nimi docházelo ke vzájemnému rozmnožování. Dnes víme, že neandertálci tvořili slepou vývojovou větev, která nevedla přímo k dnešnímu člověku, ale některé nalezené kostry vykazují nápaditou kombinaci znaků obou druhů. Proto neustále tato otázka zůstává nezodpovězena (Roberts 2012, str. 190; White et al. 2014).

6.1.2 Anatomické znaky a vnější vzhled

Kostry neandertálců se výrazně neliší od koster moderních lidí. Oproti nim jsou však často menší a robustnější. Neandertálci vykazují na svých kostrách zajímavé znaky. Velká lebka disponovala kapacitou mozkovny, která byla protáhlá a v přední části tvořila nízké čelo, přibližně 1475-1520 cm³ a tím byla v porovnání s člověkem moderním větší (Mounier et al. 2016; Roberts 2012, str. 152-153; Šmahel 2005, str. 54). Na zadní straně lebky je možné pozorovat drsný týlní hrbol a výrazná místa uchycení svalů, která dokládají, že svaly na krku byly dobře vyvinuté a šíje tedy byla mohutná. Očnice měly okrouhlý tvar a nadočnicové oblouky byly výrazné, ale oddělené. V obličejové části lebky se nacházel velký nosní otvor, který svými rozměry naznačoval výrazně prominující nos. V mohutných čelistech byly ukotveny velké přední zuby, ale stoličky byly menší a za posledními byla mezera. Velikost stoliček naznačuje, že neandertálci měli také ve svém jídelníčku masitou stravu, která jim dodávala potřebné živiny a látky pro přežití v náročných podmínkách. Kromě masa si ale obstarávali i potravu rostlinou, díky které byla jejich strava pestrá a vyvážená (Fiorenza et al. 2015). Řezáky měly lopatkovitý tvar, podobně jako u druhu *Homo erectus*, ale byly větší

a měly kořeny. Na stoličkách trvalého chrupu byl často pozorovaný taurodontismus⁷, který mohl souviset s nějakou chromozomální anomálií, například s aneuploidií. Na některých nálezech je také patrné srůstání kořenů druhých a třetích stoliček do pyramidového tvaru, což nebylo zatím objeveno u žádného jiného druhu Homo. (Kupczik a Hublin 2010). Korunky horních stoliček mléčného chrupu mají charakteristický tvar, který umožňuje jasně rozlišit, zda daný jedinec byl *Homo sapiens* nebo neandertálec či jiný starší druh (tyto rozdíly mezi neandertálci a např. *Homo erectus* již nejsou tolik patrné) (Bailey et al. 2014). Bradový výběžek na dolní čelisti však nebyl výrazně vyvinut.

Kosti byly silnostěnné, což bylo patrné hlavně na stehenní kosti, která byla mírně prohnutá a s výraznými místy úponů svalů (toto je nápadné i na kostech paží). Kyčelní kloub byl mohutný a specificky vytočený. Chůze tedy byla podobná té dnešní, ale ne úplně. Ze silně vyvinutých míst pro úpony svalů můžeme usuzovat, že jedinci tohoto druhu byli velice silní. Kolenní kloub byl mohutný s výrazně širokou česčkou. Spolu s rozšířeným chodidlem můžeme hovořit o adaptaci na dlouhodobou chůzi v náročném terénu. Paže měly kratší předloktí. Klíční kost však byla velmi dlouhá a lopatka široká. To může znamenat, že horní část těla neandertálce byla v oblasti ramen široká a mohutná a v pažích byla velká síla. Tomu odpovídá i anatomie hrudníku, který byl také velmi mohutně stavěný co do šířky, tak do hloubky (Gómez-Olivencia 2015). Díky své velikosti nezbývalo mnoho prostoru pro vytvoření pasu, jelikož trup plynule přecházel od hrudníku k pánvi, která byla oproti pánvi moderních lidí širší a s dlouhou stydkou kostí.

Ruka neandertálce disponovala poměrně dlouhým palcem. Anatomie záprstních kostí umožňovala její silný a pevný stisk. Na ruce byly poměrně krátké prsty, ale záprstní kosti na ukazováčcích byla v porovnání s moderními lidmi poměrně dlouhé. Články prstů se blíže ke koncům rozšiřují, což také svědčí o silném úchopu. Místa uchycení šlach, svalů a úponů jsou také velmi výrazná (Mersey et al. 2013).

„Klasičtí“ neandertálci (ne proto- ani anteneandertálci) se začali formovat s počátkem poslední doby ledové, tedy zhruba 70 000 let nazpět. Jedinci byli proto dobře adaptovaní na chladnější podnebí v Evropě a přední Asii. Zatím nebyly nalezeny ostatky neandertálců v jiných oblastech. K tomu aby nedocházelo ke ztrátě tepla, byla jejich těla menšího vzrůstu (cca 1,52–1,68 m) s kratšími dolními končetinami a robustní stavby. Váha jedinců je

⁷ Taurodontismus = anomálie zubů, v důsledku které je korunka zubu prodloužena na úkor zkrácení kořenů, na rentgenových snímcích je možné sledovat dutinu zubu, která má charakteristický tvar býčí hlavy, z řečtiny tauros = býk

odhadována na 55-80 kg) (Roberts 2012, str. 153). Za povšimnutí stojí i to, že u neandertálce byl vyvinut velký široký nos, který silně vyčníval. Vědci se domnívají, že taková stavba nosu mohla být zajímavou adaptací k životu v chladných oblastech. Vdechovaný vzduch se totiž díky velké ploše sliznice lépe a rychleji oteploval a zvlhčoval (Schwartz a Tattersall 1996; Šmahel 2005). Adaptace na chladné klima souvisela i s přizpůsobením na energetické úrovni (metabolismus). Tomu odpovídá i velikost a hmotnost těla. Také bylo zjištěno, že se u neandertálců vyskytoval např. větší podíl hnědé tukové tkáně, která hraje významnou roli při termoregulaci jedince, a to už do dospělosti. Důsledkem adaptací je v porovnání s moderním člověkem i pomalejší růst neandertálců (Mateos et al. 2014).

7 *Homo sapiens* – člověk rozumný – anatomicky moderní lidé

Homo sapiens je náš evolučně nejbližší přímý předek, který se po Zemi začal pohybovat zhruba před 200 000 lety a přetrval do dnes jako jediný zástupce rodu *Homo*. Předpokládá se, že se vyvinul z *Homo heidelbergensis* v Africe, který se dále rozšířil přes přední Asii do Evropy a Asie postupně do celého světa. Oblastmi rozvoje *Homo sapiens* byly Evropa a přední Asie, Afrika a střední a východní Asie, ve kterých došlo k diferenciaci druhu na tři hlavní lidské rasy. Z dochovaných nástrojů a ostatků kostí různých zvířat můžeme usuzovat, že člověk rozumný měl vytvořené specializované techniky lovu na konkrétní typy zvířat.

7.1.1 Naleziště a nálezy

Jedny z nejstarších nálezů přiřazených druhu *Homo sapiens* pocházejí z Afriky, z lokalit Bouri-Herto v údolí řeky Omo (Awash, Etiopie). Dalšími nalezišti jsou Cromagnon (Francie), Paviland (Anglie), Oberkassel (Německo), Grimaldi (Itálie), Skhul a Kafzeh (Izrael) a další. I na území České republiky a Slovenska se nacházejí významná naleziště. Mezi ně patří například Předmostí u Přerova, Mladeč, Pavlov, Brno, Zlatý kůň (Koněpruské jeskyně), Zamarovice u Trenčína nebo velmi známé Dolní Věstonice (Klementa 1981, str. 390; Roberts 2012, str. 165; Šmahel 2005, str. 63-64).

U *Homo sapiens* byly nalezeny a prokázány určité kulturní rysy, které se lišily hlavně konkrétní lokalitou výskytu jednotlivých skupin. Nalezeny byly různé malby na stěnách jeskyní, na kterých byly vyobrazeny převážně výjevy divokých zvířat nebo jejich lovu. Kromě toho bylo nalezeno mnoho předmětů, které mohly sloužit jako různé symboly, ozdoby a přívěšky nebo k rituálům. Mezi takové předměty patří například sošky venuší (například známá soška Věstonické venuše), které symbolizovaly postavu ženy. Kulturní vývoj můžeme dokázat i pohřbíváním jedinců. Na našem území, v Dolních Věstonicích, byl nalezen známý trojhrob. Předpokládá se, že se v něm nalézala jedna žena s patologickou anatomií pánve a dva mladí muži po její levé a pravé straně.

7.1.2 Anatomické znaky a vnější vzhled

Lebka byla ještě v porovnání s dnešními lidmi podobně velká jako u druhu *Homo neanderthalensis* (cca 1450 cm³). Klenba byla vysoká a zaoblená. Vzhledem k velikosti mozku se vytvořilo klenuté čelo, které tak potlačilo dříve výrazné nadočnicové oblouky. Ty se zachovaly jako dva samostatné oblouky, za kterými již není vytvořen žlábek. Boční stěny mozkovny mají rozbíhavý charakter (naopak než je to např. u *Homo erectus*). Obličejová část je téměř plochá, až na vyčnívající nosní trn. Očnice jsou oproti neandertálcům nižší a menší. Pod nimi je vytvořen speciální prostor pro kořeny špičáků a došlo také k zúžení nosní dutiny. Ani čelisti již nemají robustní charakter a nevystupují dopředu. Na dolní čelisti je však vytvořen bradový výběžek, který se u předchozích druhů buď nevyskytoval vůbec, nebo jen velmi nenápadně. Chrup je celkově menší a podle evolučních trendů víme, že je u *Homo sapiens* patrná výrazná redukce třetích stoliček. Šíjové svaly již nejsou tak silné, a tedy i krk již není tolik mohutný, jako tomu bylo u neandertálců.

Postkraniální anatomie moderních lidí se projevovala a projevuje úzkou stavbou trupu. Lopatka má menší rozměr než tomu bylo u neandertálců a obdobně o klíční kost je kratší. Ramena i hrudník jsou úzké, a proto ani horní část těla nepůsobí mohutně. V porovnání s neandertálci jsou jedinci člověka rozumného slabší v pažích, což dokazují i méně výrazné úpony pro uchycení svalů ke kostem. Na začátku této práce byly popsány evoluční trendy směřující k dnešnímu bipednímu způsobu chůze. Konečné, „dokonalé“ anatomické stavy můžeme vidět právě na *Homo sapiens*. Jedná se o dlouhou stehenní kost, která sice není tak silná, jako u neandertálců, ale disponuje zvětšeným kyčelním kloubem, který svým ukotvením do kloubní jamky vytváří specifický (větší) úhel vůči pánvi, kdy je těžiště podsunuto níže pod tělo jedince. Pánev je nižší a stydká kost je sice silná, ale kratší než u neandertálců a starších homoninů. Chodidlo a kotník jsou uzpůsobeny k vytrvalejšímu a rychlejšímu běhu, což bylo výhodné při lovech, kdy zástupci tlupy často stopovali zvěř. Palec u nohy byl již zcela přimknutý k ostatním.

Jedinci *Homo sapiens* byli celkem vysoké postavy, která na rozdíl od předešlých druhů nebyla již tolik mohutná, ale oproti dnešním lidem ještě ano. Velikost postavy vyjadřuje dokonaleji vytvořenou adaptaci na africké klima. Anatomicky moderní lidé disponovali dlouhými úzkými končetinami (horní končetiny jsou v poměru k dolním končetinám oproti dřívějším druhům kratší) a ještě poměrně velkou mozkovnou s kapacitou přibližně stejnou jako u neandertálců. Celkově však v průběhu evoluce docházelo

k postupnému mírnému zmenšování těla (co do mohutnosti) i lebky. Tento proces společně s postupným utvářením kultury, sociální stránky, řeči a podobně, se nazývá sapientace (vývoj od pračlověka k dnešním lidem).

8 *Homo naledi* – člověk hvězdný

Homo naledi je nedávno objevený druh hominina. Jeho druhové jméno *hvězdný* je odvozeno od místa naleziště, Dinaledské komory. V jihoafrické sothštině znamená slovo *naledi* hvězda (Berger et al. 2015). Doba, kdy po Zemi chodil tento druh hominina zatím není zcela stanovena. Je možné, že se jedná o jeden z raných druhů, na což ukazuje kombinace anatomických prvků jak moderních, tak původních. *Homo naledi* může představovat důležitý článek v evoluci lidského druhu, který by mohl zásadně změnit její dnešní pojetí.

8.1.1 Naleziště a nálezy

V říjnu roku 2013 tým Lee R. Bergera objevil v Dinaledské komoře v jeskynním systému Rising Star (angl. Dinaledi chamber, Rising Star cave system), nedaleko oblasti nazývané tzv. kolébka lidstva (Berger et al. 2015), velmi rozsáhlou sbírku fosilií a zbytků zubů, i mléčných. Všechny nálezy jsou připisovány stejnému druhu.

Kromě několika zvířecích kostí, bylo nalezeno docela mělce pod povrchem velké množství koster patřících homininům. Podle počtu materiálu, se odhaduje, že jde o kostry minimálně 15 osob obou pohlaví a různého stáří. Díky tomu, že se jednalo o největší nalezenou (přibližně 1550 vzorků) a velmi dobře zachovalou sbírku ostatků našich předků a jednotlivé lebky, kosti nebo úlomky kostí byly nalezeny v několika exemplářích, tak bylo možné provést detailní výzkum podložený velkým počtem dat a s vysokou mírou přesnosti (Berger et al. 2015). Na základě toho byl také popsán do té doby neznámý druh *Homo naledi*.

Vzhledem k tomu, jak a kde byly ostatky nalezeny, je možné uvažovat nad tím, zda jeskyně nesloužila jako hrobka. Pokud by se tato myšlenka potvrdila, pak by se zřejmě jednalo o nejstarší doklad o kultuře pohřbívání, která je zatím datovaná od období přibližně před 100 000 lety.

Ačkoliv byl člověk hvězdný nalezen v Dinaledské jeskyni, není vyloučeno, že nebyl rozšířen i v jiných oblastech. Pokud by se tato hypotéza potvrdila, pak by to mohlo vést k novému přezkoumání všech dosud nalezených fosilií patřících jedincům také menšího vzrůstu (jako *Homo naledi*), které jsou dnes přiřazeny k druhu člověka vzpřímeného. K objasnění této záhady by mohla pomoci i analýza DNA. Unikátní kombinace morfologických a anatomických znaků přivádí ještě k zamyšlení nad další otázkou a to

takovou, zda není druh *Homo naledi* polyfyletickou skupinou. To by znamenalo, že jedinci nemuseli mít jednoho společného předka. I tato hypotéza by vedla k přezkoumání jednotlivých druhů a jejich případnému přesunutí v evoluční linii k modernímu člověku (Berger et al. 2015; Stringer 2015).

Jak je již výše uvedeno, *Homo naledi* je charakteristický neobvyklou kombinací primitivních a odvozených anatomických znaků. Objev těchto fosilií i přes všechna zkoumání zahluje mnoho dosud nevyjasněných otázek. Zatím se výzkumníkům nepodařilo zjistit ani přibližné stáří ostatků, a proto nevíme, kam by mohl být člověk hvězdný v pomyslném evolučním stromě umístěn. Tím, že jsou na kostře primitivní znaky, které jsou podobné člověku zručnému a vzpřímenému, tak Lee R. Berger přišel s hypotézou, ve které se domnívá, že člověk hvězdný mohl existovat asi před 2 miliony let.

V nedávné době byly nalezeny ostatky zubů homininů v oblasti Milner Hall, Sterkfontein v Jižní Africe. Teď se zkoumá, jestli konkrétní nálezy patří druhu *Homo habilis* nebo v úvahu připadá i druh *Homo naledi* (Stratford et al. 2016).

8.1.2 Anatomické znaky

Jako holotyp (typová položka pro popsání určitého taxonu) byl zvolen „dinaledský hominin 1 (DH 1)“ (Berger et al. 2015). Druh *Homo naledi* byl tedy primárně popsán na základě částí lebky a horní a dolní čelisti, které byly nalezeny ve svrchní nepevněné vrstvě půdy v jeskyni při výzkumu z počátku roku 2014. Části dalších 4 dinaledských homininů (DH 2-5) napomohly dodefinovat charakteristiku daného taxonu, proto je nazýváme paratypy. Soubor těchto vzorků obsahuje části lebek, např. čelní, týlní, temenní a spánkové kosti (Berger et al. 2015).

Na lebkách *Homo naledi* je dobře vyvinutý sagitální hřeben, který je charakteristický převážně pro australopithéky nebo panantropy (Asfaw 1999). Při pohledu zezadu si je možné všimnout nápadného pětiúhelníkového tvaru mozkovny (Berger et al. 2015). Její kapacita je na rozdíl od *Homo rudolfensis* menší a vykazuje malý „propad“ (depresi) části lebky v post-bregmatické⁸ části. U *Homo naledi* jsou mozkovny kratšího a nižšího charakteru. Opakem jsou lebky u *Homo erectus*. Člověk hvězdný má však výrazný velký týlní hrbol (Berger et al. 2015).

⁸ Bregma – místo styku lebečních švů na temeni

Čelist je u člověka hvězdného více gracilního charakteru než u některých dřívějších homininů ve srovnání s *Homo habilis* nebo *Homo rudofensis*. Špičáky, řezáky i stoličky jsou poměrně malé a úzké. Zuby nesou některé primitivnější znaky, ale svou velikostí a tvarem připomínají již zuby moderních lidí (Stringer 2015; Berger et al. 2015). Řezáky se velikostně shodují s řezáky u australopitéků. Horní třenové zuby mají jen slabě vyvinuté drážky. Horní patro je poměrně široké, ploché a směrem dopředu více mělké. Stoličky vykazují opačný trend než je v evoluci typický ($M3 > M2 > M1$) (Berger et al. 2015). Obličejová část lebky vyniká dobře vyvinutými nadočnicovými oblouky, které jsou však oproti *Homo habilis* méně klenuté, a za kterými se tvořil žlábek (Berger et al. 2015).

Bergerův tým také prozkoumal a popsal anatomii pravé ruky (H1), která se až na kost hráškovou (os pisiforme) zachovala kompletní, a nohy (F1), u které chybí pouze články prstů a mediální klín. Celý soubor vzorků zahrnující holotyp a paratyp a další doplňující materiál činí 737 kusů (Berger et al. 2015).

Anatomie ruky a zápěstí u *Homo naledi* se podobá anatomii moderního člověka. Ruka umožňovala dobrou manipulaci s předměty, ačkoliv tvar prstů je primitivnější a články prstů nesou ještě známky zakřivení (Berger et al. 2015; Stringer 2015). Podobně můžeme hovořit o stavbě dolní končetiny, která také nese moderní, odvozené prvky.

Ruky byla zkoumána na základě kosterních vzorků, které patřili 6 dospělým a 2 nedospělým jedincům. Mezi těmito nálezy se zachovala i téměř celá pravá ruka (H1) dospělého jedince. Svou menší velikostí a zakřivením prstů připomíná ruku druhu *Australopithecus*, ale anatomie zápěstí a dlaně se již podobá neandertálci nebo modernímu člověku. Tato variace znaků by mohla naznačovat, že člověk hvězdný dokázal celkem dobře manipulovat, možná i s nástroji, ale také mohl ještě využívat, díky zakřivení proximálních a intermediálních článků na prstech 2-5, ke svému přemísťování techniku zavěšování na větve. Úhel zakřivení proximálního článku prstu je podobný jako u druhu *Australopithecus afarensis*. Při výzkumech se badatelé zaměřili právě na zakřivení článků prstů, jelikož by jejich charakter mohl více vypovědět o pohybu člověka hvězdného. Z dřívějších bádání je známo, že zakřivení prstů, konkrétně proximálního článku, je méně výrazné u druhů, které se po stromech pohybovaly více jako mláďata, než jako dospělci. Díky tomu, že mezi nalezenými fosiliemi je i vzorek nedospělého jedince, vše nasvědčuje spíše tomu, že u člověka hvězdného se ve větvích pohybovali dospělci než mláďata (Kivell et al. 2015).

Podobně jako u neandertálců a oproti australopitékům je na ruce člověka hvězdného přítomen palec, který je v poměru s prsty delší a relativně velký (Berger et al. 2015; Rolian a Gordon 2013). Jeho postavení a velikost umožňovaly pevné sevření s ostatními prsty (Almécija a Alba 2014). Výzkumy prokázaly, že *Homo naledi*, disponoval také silnými mezikostními svaly (Berger et al. 2015; Kivell et al. 2015). I když některé znaky vykazují moderní vlastnosti, tak se ale v některých detailech liší. Od odpovídajících nálezů druhu *Homo habilis* (OH7), se *Homo naledi* odlišuje dobře vyvinutým hřebenem na koncovém okraji hluboké proximální jamky na dlani, do které se upíná šlacha ohybače palce (Berger et al. 2015; Kivell et al. 2015). Na ruce je možné pozorovat také zachovalé kůstky zápěstí, které jsou spojeny se záprstními kůstkami pomocí lichoběžníkových kloubů. V oblasti zápěstí můžeme také pozorovat, že nejsou přítomny výraznější výběžky (styloidy) vřetenní a loketní kosti, což je dalším odlišujícím znakem od druhů *Homo neanderthalensis* i *Homo sapiens* a *erectus* (Ward et al. 2014).

V Dinaledské jeskyni bylo nalezeno i téměř celé chodidlo a další části nohou (celkem 107 nálezů). Anatomie chodidla u *Homo naledi* se velmi podobá modernímu člověku. Ze zkoumání nohy vyplynulo, že tento druh byl již zcela uzpůsoben bipední chůzi. Články prstů nesou, podobně jako na ruce, jisté známky zakřivení, jako tomu bylo u starších homininů nebo lidoopů. Proto není vyloučeno, že se *Homo naledi* pohyboval jinak než výhradně chůzí po zemi. Prozkoumání anatomie patní a hlezenní kosti navíc ukázalo, že kotník člověka hvězdného nedisponoval takovou pohyblivostí jako u moderního člověka. Menší pohyblivost je také způsobena anatomií subtalárního kloubu, který je plošší. Na rozdíl od něj měl však *Homo naledi* více rozšířené střední a boční plochy kotníkové kosti. Kosti nártní a články prstů mají jak gracilní, tak i robustní charakter (Harcourt-Smith et al. 2015). Noha *Homo naledi* je oproti *Homo floresis* charakteristická delším palcem. Dalším znakem jsou kratší 2. – 5. metakarpy (Berger et al. 2015). Nálezy nohy disponují stehenní a holenní kostí, které mají svůj charakteristický rys, který odlišuje *Homo naledi* od ostatních homininů. Stehenní kost je definována specifickým držením mediolaterálního pilíře v krčku. Holenní kost zase vyniká zaoblením předního okraje (Berger et al. 2015).

Naproti tomu anatomie postkraniálních částí těla (trup – hrudní koš, pánev, ramenní pletenec) vyniká více primitivnějšími znaky, které můžeme vidět u starších druhů rodu *Homo* nebo u australopiték (Berger et al. 2015). Velikost a váha postavy zřejmě odpovídala menším lidským formám, stejně tak i velikost mozkovny byla menší, ačkoliv lebka nese své charakteristické znaky.

9 Anatomické evoluční trendy

V evoluci rodu *Homo* sledujeme různé trendy. Z anatomického hlediska je zajímavé zaměřit se například na přechod od pohybu po všech čtyřech končetinách nebo přemisťování se za pomoci zavěšování na větvích k bipediálnímu způsobu lokomoce. S tímto způsobem pohybu souvisí i anatomické změny na kostrách.

Aby k tomu vůbec mohlo dojít, bylo nezbytné, aby se nejprve celá postava vzpřímila. Páteř byla podsunuta pod lebku, to znamená, že lebka nasedá kolmo na páteř. Důkazy o tom jsou viditelné na první pohled z nalezených lebek, u kterých sledujeme umístění velkého týlního otvoru (lat. foramen magnum), místa přechodu míchy z mozku do páteře. U dřívějších druhů vidíme otvor umístěn blíže k zadní části týlní kosti. Dalším výrazným znakem, který souvisí s chůzí po dvou, je změna tvaru pánve. Oproti dávným homininům je pánev moderních lidí širší (jak z pohledu zepředu, tak z boku) a nižší. Širší je i kost křížová. Změny pánve mají za následek i zvětšení pánevního otvoru, což umožňovalo narození potomků s více vyvinutým mozkem a tedy větším rozměrem hlavy. Stehenní kosti jsou vůči pánvi i zemi postaveny pod určitým úhlem.

Se všemi těmito změnami jdou ruku v ruce i změny týkající se změny mohutnosti a tvaru kostí a kloubů, upínání svalů i jejich zvětšení nebo zmenšení, podle toho, jak se měnily mechanické vlastnosti kostry. (Stanford et al. 2013, str. 287-293; Tuttle 1981)

Kromě změn souvisejících s chůzí po dvou můžeme sledovat i postupnou změnu tvaru a velikosti lebky. Tento trend souvisí s přechodem od rostlinné stravy k masité. Ta nabízela více živin a umožňovala vývoj mozku, který se začal zvětšovat. Mozkovna tedy zvětšovala svou kapacitu, ale naopak obličejová část lebky byla postupně poměrně zmenšována. Díky masité stravě docházelo i k postupné přeměně čelistí, zubního oblouku i zubů. Protáhlý tvar zubního oblouku se měnil na tvar parabolický, čelisti již nemusely být tak mohutné a zuby se zmenšovaly. U stoliček docházelo k jejich zmenšování směrem dozadu ($M1 > M2 > M3$), přičemž třetí stolička mohla být zcela redukována. (Stanford et al. 2013)

10 Závěr

I přesto, že do dnešní doby bylo nalezeno poměrně hodně různých ostatků koster a dalších exemplářů a mohlo by se tedy zdát, že je to dostatečné množství pro určení historie našeho druhu, je tomu vlastně zcela naopak. Vědecké týmy se postupně snaží kousek po kousku sledovat nejružnější detaily, ať se to týká jednotlivých kostí či jejich úlomků, nebo i nástrojů a dalších předmětů. Nikdo vlastně ani netuší, kolik druhů, v jakém pořadí a vzájemných vztazích, vůbec během vývoje směřujícímu k dnešnímu člověku existovalo. Ačkoliv jsou dnes k analýzám a zkoumáním používány různé metody od obyčejného pozorování pouhým okem, přes mikroskopii až k využití nejmodernějších počítačů a jiných zařízení, stále je co objevovat. Badatelé z různých vědních specializací dokážou dobře analyzovat jednotlivé nálezy, ale o stupeň výše je pak začlenění daného nálezu do určitého kontextu, což už není jednoduchá záležitost. Jako i v dalších přírodovědných oborech, se i při zkoumání předchůdců člověka využívají metody pro zkoumání genetického materiálu. Tento způsob může pomoci rozluštit případné příbuzenské vztahy mezi jednotlivými druhy, což by mohlo jistě pomoci i k jejich přesnějšímu datování.

Podle mého názoru budou určitě postupně objevovány další exempláře pravěkých lidí i jejich předchůdců. Myslím si, že budou nalezeny i nové druhy a možná i takové, které by mohly být podstatným článkem do evoluční skládačky, díky kterým se více přiblížíme poznání o vývoji našeho druhu.

Jak již bylo v textu několikrát zmíněno, vzhledem k tomu, že názory na členění jednotlivých druhů nejsou jednoznačné a ustálené, vybrala jsem proto jako zástupce „tradiční“ druhy *Homo habilis*, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis* a *Homo sapiens*. Do bakalářské práce jsem navíc zahrнула jednu z novinek, nedávno objevený druh *Homo naledi*, u kterého bylo nalezeno množství kosterních pozůstatků a současný výzkum se na něj také zaměřuje.

Tato práce by mohla dále sloužit jako materiál pro vytvoření učebního textu pro žáky základních nebo středních škol nebo i laickou veřejnost, který by byl doplněn o další, novější informace a zajímavosti. K textu by byly přidány i názorné obrázky, schémata, mapy nalezišť a fotografie. Budoucí práce by mohla být doplněna i kapitolami o způsobu života a kultuře.

11 Seznam citované literatury

ALMÉCIIA, Sergio a David M. ALBA, 2014. On manual proportions and pad-to-pad precision grasping in *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*. 8., roč. 73, s. 88–92. ISSN 0047-2484.

ANON., 1959. The Fossil Skull From Olduvai. *The British Medical Journal*. č. 5150, s. 487. ISSN 00071447.

ANTÓN, Susan C., 2003. Natural history of *Homo erectus*. *American Journal of Physical Anthropology* [online]. roč. Suppl 37, s. 126–170. ISSN 1096-8644.

ASFAW, B., 1999. *Australopithecus garhi*: A New Species of Early Hominid from Ethiopia. *Science*. 23. 4., roč. 284, č. 5414, s. 629–635. ISSN 00368075, 10959203.

BAILEY, Shara E., Stefano BENAZZI, Caroline SOUDAY, Claudia ASTORINO, Kathleen PAUL a Jean-Jacques HUBLIN, 2014. Taxonomic differences in deciduous upper second molar crown outlines of *Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis* and *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution*. 7., roč. 72, s. 1–9. ISSN 0047-2484.

BERGER, Lee R., John HAWKS, Darryl J. de RUITER, Steven E. CHURCHILL, Peter SCHMID, Lucas K. DELEZENE, Tracy L. KIVELL, Heather M. GARVIN, Scott A. WILLIAMS, Jeremy M. DESILVA, Matthew M. SKINNER, Charles M. MUSIBA, Noel CAMERON, Trenton W. HOLLIDAY, William HARCOURT-SMITH, Rebecca R. ACKERMANN, Markus BASTIR, Barry BOGIN, Debra BOLTER, Juliet BROPHY, Zachary D. COFRAN, Kimberly A. CONGDON, Andrew S. DEANE, Mana DEMBO, Michelle DRAPEAU, Marina C. ELLIOTT, Elen M. FEUERRIEGEL, Daniel GARCIA-MARTINEZ, David J. GREEN, Alia GURTOV, Joel D. IRISH, Ashley KRUGER, Myra F. LAIRD, Damiano MARCHI, Marc R. MEYER, Shahed NALLA, Enquye W. NEGASH, Caley M. ORR, Davorka RADOVICIC, Lauren SCHROEDER, Jill E. SCOTT, Zachary THROCKMORTON, Matthew W. TOCHERI, Caroline VANSICKLE, Christopher S. WALKER, Pianpian WEI a Bernhard ZIPFEL, 2015. *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLife*. 10. 9., roč. 4, s. e09560. ISSN 2050-084X.

BOBE, René a Anna K. BEHRENSMEYER, 2004. The expansion of grassland ecosystems in Africa in relation to mammalian evolution and the origin of the genus *Homo*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 20. 5., roč. 207, č. 3–4, Evolution of grass-dominated ecosystems during the late Cenozoic Session at the North American Paleontological Convention, 2001, s. 399–420. ISSN 0031-0182.

CLARKE, R. J., 2012. A *Homo habilis* maxilla and other newly-discovered hominid fossils from Olduvai Gorge, Tanzania. *Journal of Human Evolution*. 8., roč. 63, č. 2, s. 418–428. ISSN 1095-8606.

DOMÍNGUEZ-RODRIGO, Manuel, Travis RAYNE PICKERING, Sileshi SEMAW a Michael J. ROGERS, 2005. Cutmarked bones from Pliocene archaeological sites at Gona, Afar, Ethiopia: implications for the function of the world's oldest stone tools. *Journal of Human Evolution*. 2., roč. 48, č. 2, s. 109–121. ISSN 0047-2484.

FETTER, Vojtěch, Miroslav PROKOPEC, Jaroslav SUCHÝ a Svatava TITLBACHOVÁ, ed., 1967. *Antropologie*. 1. vyd. Praha: Academia.

FIORENZA, Luca, Stefano BENAZZI, Amanda G HENRY, Domingo C SALAZAR-GARCÍA, Ruth BLASCO, Andrea PICIN, Stephen WROE a Ottmar KULLMER, 2015. To meat or not to meat? New perspectives on Neanderthal ecology. *American Journal Of Physical Anthropology*. 2., roč. 156 Suppl 59, s. 43–71. ISSN 1096-8644.

GÓMEZ-OLIVENCIA, Asier, 2015. The costal skeleton of the Neandertal individual of La Chapelle-aux-Saints 1. *Annales de Paléontologie*. 4., roč. 101, č. 2, s. 127–141. ISSN 0753-3969.

GÓMEZ-OLIVENCIA, Asier, Christine COUTURE-VESCHAMBRE, Stéphane MADELAINE a Bruno MAUREILLE, 2013. The vertebral column of the Regourdou 1 Neandertal. *Journal of Human Evolution*. 6., roč. 64, č. 6, s. 582–607. ISSN 0047-2484.

HAEUSLER, Martin a Henry M MCHENRY, 2004. Body proportions of Homo habilis reviewed. *Journal of Human Evolution*. 4., roč. 46, č. 4, s. 433–465. ISSN 0047-2484.

HARCOURT-SMITH, W. E. H., Z. THROCKMORTON, K. A. CONGDON, B. ZIPFEL, A. S. DEANE, M. S. M. DRAPEAU, S. E. CHURCHILL, L. R. BERGER a J. M. DESILVA, 2015. The foot of Homo naledi. *Nature Communications*. 6. 10., roč. 6, s. 8432.

JOHANSON, D. C., F. T. MASAO, G. G. ECK, T. D. WHITE, R. C. WALTER, W. H. KIMBEL, B. ASFAW, P. MANEGA, P. NDESSOKIA a G. SUWA, 1987. New partial skeleton of Homo habilis from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature*. 21. 5., roč. 327, č. 6119, s. 205–209. ISSN 0028-0836.

KIVELL, Tracy L., Andrew S. DEANE, Matthew W. TOCHERI, Caley M. ORR, Peter SCHMID, John HAWKS, Lee R. BERGER a Steven E. CHURCHILL, 2015. The hand of Homo naledi. *Nature Communications*. 6. 10., roč. 6, s. 8431.

KLEMENTA, Josef, 1981. *Somatologie a antropologie*. B.m.: SPN,. ISBN 14-406-81.

KUPCZIK, Kornelius a Jean-Jacques HUBLIN, 2010. Mandibular molar root morphology in Neanderthals and Late Pleistocene and recent Homo sapiens. *Journal of Human Evolution*. 11., roč. 59, č. 5, s. 525–541. ISSN 0047-2484.

LEAKEY, L. S. B., 1959. Fossil Skull from Olduvai. *British Medical Journal*. 3. 10., roč. 2, č. 5152, s. 635. ISSN 00071447.

LORDKIPANIDZE, David, Tea JASHASHVILI, Abesalom VEKUA, Marcia S. Ponce DE LEÓN, Christoph P. E. ZOLLIKOFER, G. Philip RIGHTMIRE, Herman PONTZER, Reid FERRING, Oriol OMS, Martha TAPPEN, Maia BUKHSIANIDZE, Jordi AGUSTI, Ralf KAHLKE, Gocha KILADZE, Bienvenido MARTINEZ-NAVARRO, Alexander MOUSKHELISHVILI, Medea NIORADZE a Lorenzo ROOK, 2007. Postcranial evidence from early Homo from Dmanisi, Georgia. *Nature*. 20. 9., roč. 449, č. 7160, s. 305–310. ISSN 00280836.

LORDKIPANIDZE, D., M. S. PONCE DE LEON, A. MARGVELASHVILI, Y. RAK, G. P. RIGHTMIRE, A. VEKUA a C. P. E. ZOLLIKOFER, 2013. A Complete Skull from Dmanisi, Georgia, and the Evolutionary Biology of Early Homo. *Science*. 18. 10., roč. 342, č. 6156, s. 326–331. ISSN 0036-8075, 1095-9203.

MATEOS, Ana, Idoia GOIKOETXEA, William R. LEONARD, Jesús Ángel MARTÍN-GONZÁLEZ, Guillermo RODRÍGUEZ-GÓMEZ a Jesús RODRÍGUEZ, 2014. Neandertal growth: What are the costs? *Journal of Human Evolution*. 12., roč. 77, The Role of Freshwater and Marine Resources in the Evolution of the Human Diet, Brain and Behavior, s. 167–178. ISSN 0047-2484.

MERSEY, Ben, Rebecca S JABBOUR, Kyle BRUDVIK a Alban DEFLEUR, 2013. Neanderthal hand and foot remains from Moula-Guercy, Ardèche, France. *American Journal Of Physical Anthropology*. 12., roč. 152, č. 4, s. 516–529. ISSN 1096-8644.

MOUNIER, Aurélien, Antoine BALZEAU, Miguel CAPARROS a Dominique GRIMAUD-HERVÉ, 2016. Brain, calvarium, cladistics: A new approach to an old question, who are modern humans and Neandertals? *Journal of Human Evolution*. 3., roč. 92, s. 22–36. ISSN 0047-2484.

- ROBERTS, Alice M, 2012. *Evoluce: příběh člověka*. Praha: Knížní klub. ISBN 978-80-242-3597-4.
- ROLIAN, Campbell a Adam D. GORDON, 2013. Reassessing manual proportions in *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*. 11., roč. 152, č. 3, s. 393–406. ISSN 00029483.
- RUFF, Christopher, 2009. Relative limb strength and locomotion in *Homo habilis*. *American Journal of Physical Anthropology*. 1. 1., roč. 138, č. 1, s. 90–100. ISSN 1096-8644.
- SCHWARTZ, Jeffrey H. a Ian TATTERSALL, 1996. Significance of some previously unrecognized apomorphies in the nasal region of *Homo neanderthalensis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. roč. 93, č. 20, s. 10852–10854.
- SPOOR, Fred, Philipp GUNZ, Simon NEUBAUER, Stefanie STELZER, Nadia SCOTT, Amandus KWEKASON a M. Christopher DEAN, 2015. Reconstructed *Homo habilis* type OH 7 suggests deep-rooted species diversity in early *Homo*. *Nature [London]*. 5. 3., roč. 519, č. 7541, s. 83–86. ISSN 00280836.
- STANFORD, Craig B., John S. ALLEN a Susan C. ANTÓN, 2013. *Biological anthropology: the natural history of humankind*. 3rd ed. Boston: Pearson. ISBN 978-0-205-15068-7.
- STRATFORD, Dominic, Jason L. HEATON, Travis Rayne PICKERING, Matthew V. CARUANA a Kelita SHADRACH, 2016. First hominin fossils from Milner Hall, Sterkfontein, South Africa. *Journal of Human Evolution*. 2., roč. 91, s. 167–173. ISSN 0047-2484.
- STRINGER, Chris, 1992. *Homo habilis* Closely Examined. *Current Anthropology*. č. 3, s. 338. ISSN 00113204.
- STRINGER, Chris, 2015. The many mysteries of *Homo naledi*. *eLife*. 10. 9., roč. 4, s. e10627. ISSN 2050-084X.
- STRINGER, Christopher, 1993. *In Search of the Neanderthals. Solving the Puzzle of Human Origins. With 183 illustrations*. B.m.: New York : Thames and Hudson, 1993.
- SUSMAN, R. L. a J. T. STERN, 1982. Functional Morphology of *Homo habilis*. *Science (New York, N.Y.)*. 3. 9., roč. 217, č. 4563, s. 931–934. ISSN 0036-8075.
- ŠMAHEL, Zbyněk, ed., 2005. *Příběh lidského rodu*. Brno: Moravské Zemské Muzeum. Edice Za poznáním do muzea, 10. ISBN 978-80-7028-262-5.
- TOBIAS, P. V. a G. H. R. VON KOENIGSWALD, 1965. A Comparison Between the Olduvai Hominines and Those of Java and Some Implications for Hominid Phylogeny. *Current Anthropology*. roč. 6, č. 4, s. 427–431. ISSN 0011-3204.
- TUTTLE, R. H., 1981. Evolution of Hominid Bipedalism and Prehensile Capabilities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 8. 5., roč. 292, č. 1057, s. 89–94. ISSN 0962-8436, 1471-2970.
- UNGAR, Peter S., Frederick E. GRINE, Mark F. TEAFORD a Sireen EL ZAATARI, 2006. Dental microwear and diets of African early *Homo*. *Journal of Human Evolution*. 1., roč. 50, č. 1, s. 78–95. ISSN 0047-2484.
- WAGNER, Günther A., Lutz Christian MAUL, Manfred LÖSCHER a H. Dieter SCHREIBER, 2011. Mauer – the type site of *Homo heidelbergensis*: palaeoenvironment and age. *Quaternary Science Reviews*. 6., roč. 30, č. 11–12, Early Human Evolution in the Western Palaeartic: Ecological Scenarios, s. 1464–1473. ISSN 0277-3791.

WARD, C. V., M. W. TOCHERI, J. M. PLAVCAN, F. H. BROWN a F. K. MANTHI, 2014. Early Pleistocene third metacarpal from Kenya and the evolution of modern human-like hand morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 7. 1., roč. 111, č. 1, s. 121–124. ISSN 0027-8424, 1091-6490.

WHITE, Suzanna, John A. J. GOWLETT a Matt GROVE, 2014. The place of the Neanderthals in hominin phylogeny. *Journal of Anthropological Archaeology*. 9., roč. 35, s. 32–50. ISSN 0278-4165.

WOOD, B., 2014. Human evolution: Fifty years after Homo habilis. *Nature*. roč. 508, č. 7494, s. 31–33. ISSN 14764687.

ZORICH, Zach, 2014. Did Neanderthals Bury Their Dead? *Archaeology*. 3. 4., roč. 67, č. 2, s. 19–19. ISSN 00038113.